УДК 569.735:56(118.2)(—924.7/9)

Е. Л. Короткевич

ТРАГОЦЕРИНЫ (TRAGOCERINAE) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Положение трагоцерин в семействе Bovidae до последнего времени окончательно не установлено (Schlosser, 1923; Pilgrim, 1939; Bohlin, 1935; Kretzoi, 1941; Simpson, 1945; Thenius, 1948; Соколов, 1953). Род *Tragocerus* выделен Годри (Gaudry, 1861). Представитель этого рода впервые был описан из гиппарионовой фауны Пикерми (Греция) под названием *Capra amalthea* (Roth, Wagner, 1854).

Остатки трагоцерин довольно часто встречаются в неогеновых отложениях Восточной Европы, Закавказья и Кавказа. Они известны из таких местонахождений: Севастополь Крымская обл., Новоелизаветовка, окр. Одессы — Куяльницкий лиман, Новоукраинка, Новая Эметовка, Белка Одесской обл., Берислав Херсонской обл. (УССР); Чобручи, Тудорово, Тараклия, Чимишлия (МССР); Эльдар, Базалети, Аркнети, Рустави (ГССР). Вначале их относили к одному роду — *Tragocerus* (Беляева, 1948; Габашвили, 1956; Підоплічко, 1956; Короткевич, 1962, 1970, 1971). Затем мнение о системе трагоцерин стало меняться. Две формы нового вида *T. leskewitschi* B o r i s s., описанного А. А. Борисяком из среднесарматской фауны Севастополя, нами рассматриваются как виды родов *Protragocerus* и *Miotragocerus*, а А. Н. Лунгу (1979) отнесены к одному роду — *Miotragocerus*. К этому же роду, но другим видам он относит бериславского, белкинского и кавказских трагоцерин. Последних Гаджиев (1961) выделяет в новый род — *Mirabilocerus*, а Г. К. Меладзе (1967) — в одноименный подрод рода *Tragocerus*. Вероятнее всего, трагоцерины Восточной Европы принадлежат разным таксономическим группам, представляющим разные линии развития. Представителем одной из них является *T. frolovi* P a v l o w из Новоукраинки. Для него характерен слабый излом оси черепа, роговые стержни постепенно суживаются к вершине, а передний наиболее развитый киль проходит от основания почти до вершины рога, форма сечения рогов у основания треугольная (рис. 1). По своему строению роговые стержни новоукраинского трагоцеруса не отличаются от рога первой пикермийской расы *T. amaltheus*, выделенной Годри (Gaudry, 1873) и принятого за тип этого вида. Предкоренные зубы новоукраинского трагоцеруса сравнительно короткие, P_4 с уплощенным метаконидом, образующим внутреннюю стенку зуба. Диастема относительно длинная, верхнечелюстная кость и горизонтальная ветвь нижней челюсти низкие; глазницы небольшие, меньше вертикального диаметра слухового пузыря; конечности по некоторым признакам близки к таковым оленей. К данному роду и виду *T. frolovi* относится также трагоцерус из Тудорово, частично — из Новоелизаветовки, описанные Алексеевым и из Чобручей — Павловой (Беляева, 1948). Перечисленные признаки свидетельствуют об адаптации представителей рода *Tragocerus* к питанию преимущественно древесно-кустарниковой растительностью, о приуроченности их к облесенным местообитаниям, о прыжково-скоростной форме передвижения.

Другой род, существовавший одновременно с *Tragocerus*, представляют трагоцерины из местонахождения у с. Белка (Короткевич, 1971).

Мозговая и лицевая оси черепа у них образуют четкий угол; передний киль обозначен лишь в основании роговых стержней, овальной формы сечения; выше киль исчезает, передняя стенка рога уплощается, а его передне-задний диаметр резко уменьшается. Предкоренные зубы удлинены, коренные имеют цемент, слабо брахиодонтны, на P_4 метаконид

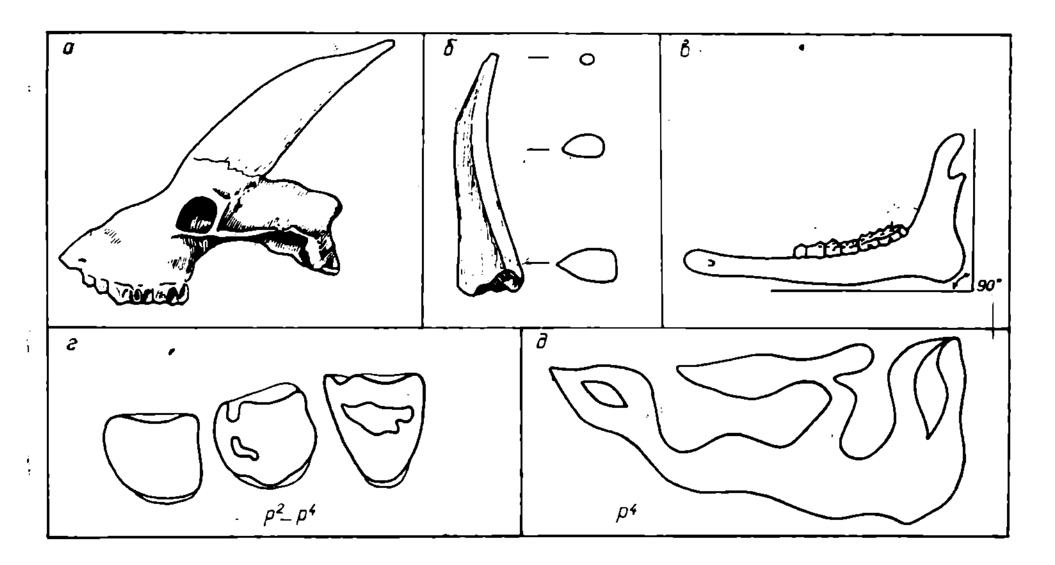


Рис. 1. Основные краниологические признаки представителей рода:
а — череп трагоцеруса из Тудорово; *б* — роговой стержень и формы его сечения трагоцеруса из Новоукраинки; *в* — нижняя челюсть трагоцеруса из Новоелизаветовки; *г* — P^2—P^4 трагоцеруса из Новоукраинки; *д* — P_4 трагоцеруса из Новоукраинки.

не уплощен, повернут назад, не образует внутренней стенки зуба; диастема короткая, верхнечелюстная кость и горизонтальная ветвь нижней челюсти высокие; глазницы большие; дистальные отделы конечностей сравнительно массивные, одинаковой длины на задней и передней конечностях (рис. 2). Большинство из этих признаков указано в диагнозе рода *Graecoryx* (Pilgrim, Hopwood, 1928). Они присущи также трагоцеринам из Берислава (Короткевич, 1962, 1970), окр. Одессы (Пржемыский, 1911, 1912), Чимишлии (Беляева, 1948). Эти трагоцерины адаптировались к питанию сравнительно жесткой растительностью, в составе которой определенное место занимала травянистая, а также к обитанию в более открытых ландшафтах и скоростному типу передвижения. Ряд признаков строения зубов и черепа сближают грекорикса с кавказскими видами, отнесенными к роду *Mirabilocerus*.

У трагоцерин из ряда местонахождений изучаемого региона наблюдалось сочетание признаков двух выше рассмотренных групп, что, очевидно, было вызвано захоронением в этих местах остатков, принадлежащих различным видам и родам трагоцерусов. Так, описанные А. А. Борисяком из фауны Севастополя две формы нового вида *T. leskewitschi*, нами рассматриваются в качестве представителей рода *Protragocerus* — за которым сохранено видовое название *leskewitschi* и нового вида рода *Miotragocerus* — *borissiakii*. Вероятно, разнородный материал лег в основу описания трагоцерусов из Чобручей, Новоелизаветовки, Тараклии. В составе этих фаун входили представители родов *Tragocerus* и *Graecoryx*. Однако вряд ли разнообразие форм было столь велико, как это было указано И. Хоменко в Тараклии — *T. amaltheus*, Gaudry, *T. amaltheus*

var. *parvidens* Schl., *T. rugosifrons* Schl., *T. validus* Chom., *T.* sp. Schl.

Совместное захоронение остатков различных групп трагоцерин крайне затрудняет их определение и разделение, а также вызывает представление о большой изменчивости их краниологических признаков в преде-

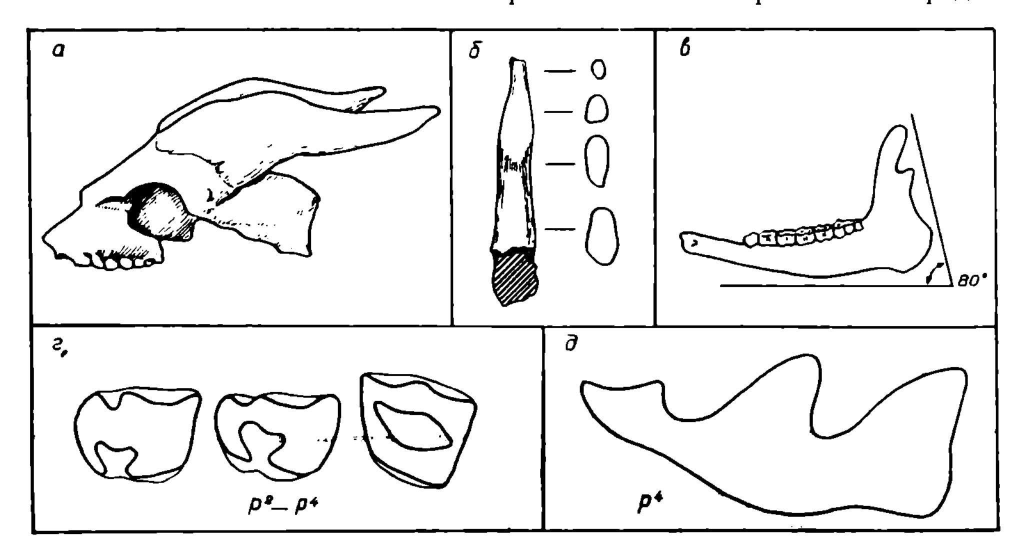


Рис. 2. Основные краниологические признаки представителей родов *Graecoryx* и *Mirabilocerus*:

а — череп мирабилоцеруса из Базалети; *б* — роговой стержень мирабилоцеруса из Эльдара; *в* — нижняя челюсть грекорикса из Белки; *г* — P^2—P^4 грекорикса из Белки; *д* — P_4 грекорикса из Белки.

лах отдельных видов. Так, описание пикермийских трагоцерин, в частности T. amaltheus, который долгое время был эталоном при изучении трагоцерин Европы и Азии, так же было основано на разнородном в систематическом отношении материале. В результате отмеченного систематическое положение этих ископаемых жвачных до последнего времени окончательно не выяснено. Так, Годри (Gaudry, 1873) описывает три расы вида *T. amaltheus* из Пикерми. Шлоссер (Schlosser, 1904) к ним присоединяет вариетет *parvidens,* а Андре (Andree, 1926) еще две расы. Пилгрим и Хопвуд (Pilgrim, Hopwood, 1928) описывают из Пикерми новый род и вид *Graecoryx valenciennesi.* Болин (Bohlin, 1935) пытается выяснить индивидуальную, возрастную и половую изменчивость роговых стержней пикермийских трагоцерин, отмечает широкий размах их изменчивости. На основании изучения зубной системы он высказывает предположение о принадлежности зубов крупной формы к *T. amaltheus,* а мелкой к другому виду (возможно, *T. parvidens,* но не к *G. valenciennesi*). Кретцой (Kretzoi, 1941) пытается провести ревизию трагоцерин и выделяет 6 новых родов. Тениус (Thenius, 1948) считает, что роговые стержни из Венского бассейна, ранее относимые к различным систематическим категориям, принадлежат различным возрастным категориям одного вида и рода — *Miotragocerus pannoniae* (Kretzoi).

Роды различных ветвей филогенетического древа трагоцерин на территории Восточной Европы в конце неогена развивались параллельно, существовали одновременно, но занимали различные экологические ниши.

В состав трибы Tragocerini входил кроме рода *Tragocerus* более древний род *Protragocerus,* последним представителем которых был се-

вастопольский *P. leskewitschi*. Для этого рода характерно сочетание примитивных черт строения зубной системы и специализированных — черепа и особенно рогов. По первым признакам он отличается от рода Tragocerus, а по вторым — очень близок к нему. Оба рода представляют одну линию эволюционного развития на основе сходных трофических адаптаций. Другую ветвь представляют роды *Paratragocerus* — *P. caucasicus* Sokol, 1949; *Miotragocerus* — *M. borissiaki* Korotkevitsch, 1977; *M. monacensis* Stromer, 1928, *M. pannoniae* (Kretzoi, 1941); *Graecoryx* — *G. valenciennesi* Pilgrim, Hopwood, 1928, *G. bonus* (Korotkevitsch, 1971). По трофическим адаптациям к этим родам близки представители рода *Mirabilocerus* — *M. eldaricus* (Gabaschvili, 1956), *M. brevicornis* Meladze, 1967, *M. maius* Meladze, 1967 и вид нового рода трагоцеруса из гиппарионовой фауны Новой Эметовки (в печати). Все они имеют общий тип строения роговых стержней, близки по строению черепа, их самки, вероятно, имели рога. Эволюционное развитие, трофические адаптации этих трагоцерин были сходны, развивались в одном направлении. Однако более древние среднесарматские миотрагоцерусы по сравнению с мэотическими грекориксами и мирабилоцерусами (дожившими до плиоцена) были узко специализированной группой, характеризовались более сложным типом строения зубной системы, имели уплощенный метаконид на P_4. Следовательно, миотрагоцерусов нельзя рассматривать в ряду непосредственных предков грекориксов и более поздних представителей этой линии развития трагоцерин.

В настоящее время, с появлением новых данных желательно ревизия не только пикермийских трагоцерин, но и материалов из других местонахождений, отнесенных ранее к *T. amaltheus*. Не исключено, что в дальнейшем роды указанных двух линий или ветвей развития трагоцерин будут отнесены к различным подтрибам.

SUMMARY

Based on the studies of new materials and the revision of old Neogenic Bovidae of the Tragocerini tribe in the territory of Eastern Europe, different genera of these peculiar ruminants are differentiated. Their adaptation peculiarities and phylogenetic interrelations are considered; groupings possibly worth distinguishing as individual subtribes are suggested. A simultaneous habitation in the territory of Eastern Europe of several Tragocerini genera belonging to different phylogenetic branches was due to their parallel development, adaptation to various food, habitats, etc.

Беляева Е. И. Каталог местонахождений третичных наземных млекопитающих на территории СССР.— Тр. / Палеонт. ин-т АН СССР, 1948, 15, вып. 3, с. 36—114.

Габашвили Е. Г. Миоценовые антилопы, хранящиеся в фондах гос. музея Грузии. — Вестн. Гос. муз. Грузии им. акад. С. Н. Джанашия, 1956, XVII—А, с. 15—26.

Гаджиев Д. В. Эльдарская верхнесарматская гиппарионовая фауна. — Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— Баку, 1961.— 37 с.

Короткевич О. Л. Трагоцеруси з нових місцезнаходжень гіпаріонової фауни України. — Зб. праць Зоол. музею, 1962, 31, с. 28—42.

Короткевич Е. Л. Млекопитающие бериславский позднесарматской гиппарионовой фауны.— В кн.: Природная обстановка и фауны прошлого, вып. 5.— Киев, 1970, с. 24—121.

Короткевич О. Л. Новий вид трагоцеруса з гіпаріонової фауни с. Білка. — Зб. праць Зоол. музею, 1971, 34, с. 127—137.

Короткевич Е. Л. Новый представитель среднесарматской фауны позвоночных Севастополя.— Доп. АН УССР, 1977, № 11, с. 1040—1044.

Лунгу А. Н. Антилопы гиппарионовой фауны среднего сармата Молдавии.— В кн.: Биостратиграфические исследования мезокайнозойских отложений южных окраин Русской платформы.— Кишинев, 1979, с. 50—79.

Меладзе Г. К. Гиппарионовая фауна Аркнети и Базалети.— Тбилиси: Мицниереба, 1967,— 168 с.
Підоплічко І. Г. Матеріали до вивчення минулих фаун України, вип. 2.— Киев: Изд-во АН УРСР, 1956.— 189 с.
Соколов И. И. Опыт естественной классификации полорогих.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, **14**, 1953, с.
Andree I. Neue Cavicornier aus dem Pliocän von Samos.— Palaentographica, **67**, 6, 1926 — pp. 135—175.
Bohlin B. Kritische Bemerhungen uber die Gattung Tragocerus.— Nör. Act. Soc. Sci. Upsala, Ser 4, **9**, 10, 1935, p. 1—19.
Gaudry A. Note sure Girafe et l'Helladotherium trouyesa Pikermi (Grece).— Bul. Soc. Geol. France, Ser. 2, **28**, 1861, p.
Gaudry A. Animaux Fossiles du Mont Leberon.— Paris, 1873.— 180 p.
Kretzoi M. Neue Antilopen — form aus dem Sproned sarmat.— In: Földt, Kozlony 71.— Budapest, 1941, p. 336—343.
Pilgrim G., Hopwood A. Catalogue of the Pontian Bovidae of Europe in the department of Zoology.— London, British Museum (Natural Hist), 1928, p. 106.
Pilgrim G. The fossil Bovidae of India. Mem. geol. Surv. India. Palaeont. indica (n.s.), 1939, **26**, 1, p. 1—356.
Roth I., Wagner A. Die fossilen Küchenüber reste von Pikermi.— Abn. Bayer. Acad. Wiss, 1854, **7**, p. 371—464.
Schlosser M. Die forissilen Cavicornier von Samos.— Beitr. Paläont. Geol. Öst-Ung, 1904, p. 28—118.
Simpson G. The principles of classification and a classification of mammals.— Bul. Am. Mus. nat. Hist, 1945, 85.— 350 p.
Schlosser M. Zittel's Grundzüge der Palaentologie, 1923, 2.
Thenius E. Über die Entwicklung des Hornzapfens von Miotragocerus.— Sber. öst. Akad. Wiss., 1948, Abt 1, 157, S. 203—221.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
5.VII 1978 г.

УДК 598.112

В. К. Еремченко, Н. Н. Щербак

О РОДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ АБЛЕФАРИДНЫХ ЯЩЕРИЦ (REPTILIA, SAURIA, SCINCIDAE) ФАУНЫ СССР

Первичный диагноз рода *Ablepharus* (Fitzinger in Lichtenstein, 1823) содержит два признака, характерных для включенных сюда видов: неподвижные прозрачные веки и пятипалые конечности. Позже А. Штраух (Strauch, 1867), ревизовавший данный род, подчеркивал значение пятипалых конечностей, а Буланже (Boulenger, 1887) — признак «неподвижный прозрачный диск покрывает глаз». Он и отнес к данному роду представителей ранее известных 10 родов, распространенных в Евразии, Африке, Австралии и Полинезии.

В 1901 г. В. С. Елпатиевский описал новый вид *A. alaicus,* который, как казалось автору, отвечал приведенному родовому диагнозу.

Сравнительно недавно (Smith, 1935, 1937, 1939) было показано, что ряд южноазиатских видов, включенных в род *Ablepharus,* имеют несросшиеся веки и палпебральную щель (palpebral seit), которые скрыты под суперцилиумом, и поэтому оставались ранее незамеченными. Указанный автор высказал предположение о полифилетическом происхождении аблефаридных ящериц и счел характерным для представителей рода *Ablepharus* полное или почти полное срастание век. Так же широко понимал объем этого рода и Миттлман (Mittleman, 1952). Позднее Фун (Fuhn, 1969) обнаружил палпебральную щель и у евроазиатских видов. Он полагал, что эта щель является границей срастания верхнего и ниж-